Pedobiologia 31, 189—198 (1988)
VEB Gustav Fischer Verlag Jena

Institut für Waldernährung und Bodenkunde und Institut für
Biologie I (Zoologie) der Universität Freiburg, BRD

Bodenprofil und Bodentransport unter dem Einfluß der tiefgrabenden Regenwurmart *Lumbricus badensis*

FRANZ LAMPARSKI und ANGELIKA KOBEL-LAMPARSKI

Mit 6 Abbildungen

(Angenommen: 87-06-30)

1. Einführung

Die tiefgrabende Regenwurmart *Lumbricus badensis* ist in ihrem Vorkommen auf die Böden des Südschwarzwaldes beschränkt (LAMPARSKI & ZÖTTL 1981) und hat atlantische Klimaansprüche (LAMPARSKI 1985). Sie ist engverwandt mit *L. friendi*, einer Art mit atlanto-mediterranem Verbreitungsgebiet (BOUCHÉ 1970). *L. badensis* wurde zum erstenmal von MICHAELSEN (1907) als Rasse von *L. friendi* beschrieben und auch in späteren Untersuchungen (ZACHARIAE 1967) als solche geführt. Das Areal von *L. badensis* schließt direkt an das von *L. friendi* an, zum Teil gibt es Arealüberschneidungen. Dort findet man die beiden gut unterscheidbaren Arten syntop ohne die Bildung von Bastarden (LAMPARSKI 1985).

Adulte Tiere von *L. badensis* erreichen die hohe Frischmasse von 30—40 g, ihre Wohndichte beträgt bis zu 10 Individuen pro m². In feuchten, kühlen Hochlagen ist *L. badensis* oft der einzige großkörprige Regenwurm. Dies ermöglicht es, den typischen Einfluß einer tiefgrabenden Regenwurmart auf die Bodenstruktur zu beschreiben. Erleichtert wird dies zudem dadurch, daß diese Regenwürmer durch ihre Körpergröße und die große Biomasse mechanisch sehr leistungsfähig sind.

Der Einfluß auf den Boden resultiert aus der Wohnröhre, die *L. badensis* als Adulttier anlegt. Die Wohnröhre verzweigt sich nahe der Bodenoberfläche in 5—7 Arme, ab 20—25 cm Tiefe vereinigen sich diese 14—16 mm dicken Mündungsröhren zu einer ebenso dicken Hauptröhre, welche bis in 2,5 m Bodentiefe hinabreicht (Abb. 1 u. 4).

DARWIN's Untersuchungen über die Tätigkeit der Regenwürmer (1882) stützen sich zum Großteil auf Beobachtungen an tiefgrabenden Arten. So gab DARWIN Hinweise auf die wichtige Rolle dieser Regenwürmer bei der Bodenentwicklung und bei Transportvorgängen im Boden. Vergleichbar seinem Denkansatz bei der Evolutionstheorie vertritt er auch hier das in diesem Zusammenhang neue Prinzip, daß unbedeutende Einzelereignisse sich zu einer großen Wirkung summieren, wenn sie sich nur oft genug wiederholen.

So versuchte DARWIN den Einfluß der Regenwürmer auf Bodenbewegungen am Hang — dem Hangkriechen — abzuschätzen:

„*Wenn nachgewiesen werden könnte, daß Regenwürmer allgemein ihre Röhren unter rechtem Winkel zu einer geneigten Fläche aushöhlten, — und dies würde der kürzeste Weg sein, um Erde von unterhalb heraufzuschaffen, — so würde in dem Maße, wie die alten Wurmröhren in Folge des Gewichtes des darüberliegenden Bodens zusammenfallen, dieses Einsinken es unvermeidlich verursachen, daß die ganze Schicht vegetabilischer Ackererde an der geneigten Fläche abwärts sinkt oder gleitet. Aber die Richtung einer großen Anzahl von Wurmröhren zu ermitteln, stellte sich als zu schwierig und mühsam heraus. Es wurde indes ein gerades Stück Draht in 25 Wurmröhren auf verschieden geneigten Feldern hineingesteckt, und in 8 Fällen waren die Röhren nahezu rechtwinklig auf die Neigung angelegt, während sie in den übrigen*

Fällen ganz unterschiedlos unter verschiedenen Winkeln geneigt waren, entweder nach oben oder nach unten in Bezug auf den Abhang."

DARWINS Messungen mußten mißlingen, da er die Richtung der Wurmröhren von der Bodenoberfläche aus vermaß. Die 17 völlig verschiedenen Richtungen wurden wahrscheinlich an Wohnröhren von *Lumbricus terrestris* gemessen. (Die Wohnröhre von *L. terrestris* teilt sich vergleichbar der Wohnröhre von *L. badensis* nahe der Bodenoberfläche in schräg verzweigende Mündungsröhren). Bei den 8 rechtwinklig gerichteten Röhren vermaß DARWIN vermutlich die Wohnröhre einer anderen Gattung *(Aporrectodea?)* mit nur einer Mündung an der Bodenoberfläche.

Die Untersuchung von *L. badensis* und der von ihm beeinflußten Böden ermöglichte es, Beobachtungen von DARWIN zu bestätigen und zu ergänzen.

2. Material und Methoden

2.1. *Untersuchungsflächen und Böden*

Die Untersuchungsflächen liegen in Tannen-Buchenwäldern (Abieti-Fageten) im Südschwarzwald (SW der BRD). Als Bodentyp dominieren Mullbraunerden, welche in hohem Maße durch die Aktivität von *L. badensis* MICHAELSEN, 1907, geprägt sind.

2.2. *Untersuchung zur Bodenmorphologie*

Die Präparation und Beschreibung am Bodenprofil folgte den Empfehlungen des Arbeitskreis Standortskartierung (Anonym 1980) und an ausgestochenen Bodenmonolithen nach der Terminologie von BABEL (1972). Zur Herstellung von An- und Dünnschliffen wurden die Bodenproben mit dünnwandigen Stechzylindern (⌀ 10 cm) ausgestochen, gefriergetrocknet, mit Polyesterharz getränkt (ALTEMÜLLER 1956) und nach dem Aushärten und Zersägen des Stechzylinders weiterverarbeitet. So weit wie möglich, wurden die verschiedenen morphologischen Methoden an eng benachbarten Stellen kombiniert, um einen maßstabsübergreifenden Vergleich zu ermöglichen.

2.3. *Präparation der Wurmröhren*

Nach Anlage eines 2,50 m tiefen Bodenprofils wurden die Röhren von unten her angeschnitten und von unten nach oben mit Polyurethanschaum gefüllt, mit dieser Methode ließen sich einzelne Röhren über ihre gesamte Länge präparieren und beschreiben. Bei niedrigen Außentemperaturen wurde die Spraydose mit Polyurethanschaum zuvor im Wasserbad (vorsichtig!) auf 30—40 °C erwärmt.

2.4. *Messung der Röhrenrichtungen*

In die zwischen 50—150 cm Bodentiefe angeschnittene Hauptröhre wurde jeweils ein Holzstab gesteckt. Sein Einfallen (Richtung und Winkel) wurde mit dem Geologenkompass gemessen. Die Auswertung (Abb. 5) erfolgte mit dem „Schmidt'schen Netz" (SCHMIDT 1932).

2.5. *Experimente zur Bestimmung von Exkrementproduktion und Bodentransport*

Als Versuchsbehälter dienten am Standort eingegrabene PVC-Röhren (⌀ 23 cm, h 50 cm), welche unten und oben mit einem Plastiknetz verschlossen waren.

Röhrenfüllung: Boden des Standorts, analog dem Bodenprofil des Standorts — von unten nach oben:

40 cm Material des Bv-Horizontes
10 cm Material des Ah-Horizontes
1 cm Lv-Material (varied = veränderte Streu), d. h. am Standort gesammelte, zersetzte, mürbe Streu.
1 cm Ln-Material (novus = neue Streu), d. h. am Standort gesammelte wenig zersetzte Streu.

Es wurden 8 PVC-Röhren mit unterschiedlich alten Regenwürmern bestückt:
Juvenile aus jeweils derselben Größenklasse wurden mit einer Biomasse von 20—30 g pro Röhre eingesetzt.

Die Versuchsbehälter waren während der Vegetationsperiode (166 Tage) am Standort exponiert. Eine Futterzugabe (vorzersetzte Streu des Standortes) erfolgte monatlich. Am Ende des Versuchs wurde der Röhreninhalt als Monolith im Labor herausgepreßt und die Menge der Regenwurmexkremente an der Bodenoberfläche und im Boden (Humustapete) bestimmt. Die Trockenmasse der

herauspräparierten Exkremente wurde durch Wiegen ermittelt, die Menge der in den Röhren eingeklebten Exkremente wurde über Schnitte und Volumenberechnungen abgeschätzt. Bei diesen Experimenten ergaben sich auch Anhaltspunkte über die Form und die Zahl der neuangelegten Wohnröhren.

2.6. *Messungen im Gelände zur Bestimmung der Exkrementproduktion von Adulttieren*

Auf den 1 m^2 großen Experimentflächen wurde die Wohndichte der Adulttiere zu Beginn der Vegetationsperiode durch Auszählen der Bauoberflächen bestimmt. Vorsichtige Präparation der Mündungsröhren erlaubte die Messung der Röhrendurchmesser, welche mit der Größe des Bewohners korreliert. Die an der Bodenoberfläche abgelegten Regenwurmexkremente bzw. Aggregate wurden abgesammelt, zerrieben und wieder auf der Bodenoberfläche verteilt. Danach wurden die Flächen mit 1 mm dicker, milchig-durchsichtiger, feinperforierter Plastikfolie abgedeckt. (Die Folie verhindert, daß die abgelegten Regenwurmexkremente durch Niederschläge verwaschen und unkenntlich werden.)

Während der Vegetationsperiode wurden die frisch abgelegten Exkremente regelmäßig abgesammelt, getrocknet und gewogen. Insgesamt wurden 6 m^2 ausgewertet. Für die Adulten wurde eine mittlere individuelle Biomasse angesetzt, welche durch Aufnahmen in anderen Bereichen des Standortes ermittelt wurde. Über sie und über die bekannte Wohndichte wurde die Biomasse pro m^2 berechnet; dadurch ließ sich die abgelegte mittlere, tägliche Exkrementmenge abschätzen.

2.7. *Verwendung von Zeitmarken*

Da jedes Experiment das Verhalten der Tiere verändern kann, wurde versucht, die Exkrementabgabe der Tiere an der Bodenoberfläche und im Boden über Zeitmarken zu bestimmen: Durch Schneedruck flach eingeregelte Laubstücke über zerdrückten und verklebten Regenwurmexkrementen markieren die Winterruhe. Darüberliegende Exkremente wurden in der entsprechenden Vegetationsperiode abgelegt. Anschliffe und Dünnschliffe ermöglichen so, die jährlich produzierte Schicht von Regenwurmexkrementen zu messen. Die Präparation von Bodenmonolithen erlaubt die Gewichtsbestimmung der Exkrementmenge.

In einem Bereich des Untersuchungsgebietes wurde 4 Jahre vor der Untersuchung die *L. badensis*-Population bei der Holzernte durch Zerstörung der Oberbodenstruktur ausgelöscht, erkennbar an zahlreichen leeren Wohnräumen mit rissiger, trockener Humustapete. Diese Bereiche wurden von Regenwürmern wiederbesiedelt. (Der Zeitpunkt der Wiederbesiedlung begann nach der Zahl der Blatt-Exkrementschichten 2—3 Jahre vor Beginn der Beobachtung.) Die Exkrementmenge über der strukturgestörten Bodenoberfläche gibt ebenfalls einen groben Hinweis auf die Exkrementproduktion. Wichtig sind diese Wiederbesiedlungsflächen, da sie erlauben, das Verhältnis Exkrementablage auf der Bodenoberfläche zu Exkrementablage im Boden zu bestimmen.

2.8. *Populationsdichte*

Die Populationsdichte wurde durch Handaussammeln eines Bodenvolumens von 1 m^2 Fläche und 0,5 m Tiefe bestimmt. Dabei werden ältere Jungtiere und Adulte mit ihren tiefreichenden Röhren nur ungenügend erfaßt. Um ihre Zahl zu ermitteln, wurde der aufgegrabene Bereich mit vorzersetzter Streu bedeckt und mit Plastikfolie abgedeckt. Nach 1—2 Wochen und einer Kontrolle nach 4—8 Wochen läßt sich die Zahl und Größe der Tiere abschätzen. Bewohnte Röhren wurden durch frische Exkremente angezeigt, der Röhrendurchmesser erlaubt Rückschlüsse auf die Größe der Tiere.

Die Nachkommensrate pro Adulttier wurde durch die Zahl der an der Bodenoberfläche gefundenen frischgeschlüpften Jungtiere eines großen Aufsammelbereiches und der durchschnittlichen Besatzdichte mit Adulttieren ermittelt. Die Jungtiere kommen nach dem Schlüpfen in der Wohnröhre der Adulten zur Bodenoberfläche und leben dort in der ersten Vegetationsperiode epigäisch. Einen weiteren Anhaltspunkt lieferten leere und volle Kokons, welche bei der Präparation von Röhren adulter Tiere gefunden wurden.

2.9. *Populationsdynamik*

Der Populationsdynamik wurde eine Überlebenskurve mit exponentieller Abnahme zugrunde gelegt, wie sie für langlebige Arten ohne Reserveadulttier wahrscheinlich ist (Wilson & Bossert 1973).

2.10. *Auswurfmengen von Maulwürfen*

Auf vier 800—1000 m^2 großen Waldflächen wurden im Frühjahr die im Vorjahr gebildeten Maulwurfshaufen ausgezählt (Maulwurfshaufen mit verwaschener, leicht verdichteter Oberfläche, nur mit Algenüberzug und ohne Moosbewuchs). Das Durchschnittsgewicht wurde durch das Auswiegen von 20 Haufen im Gelände ermittelt. Ein Aliquot wurde nach Trocknung gewogen. An Bodenprofilen zeigte sich es, daß die Auswurfmengen der Maulwürfe aus 15—50 cm Tiefe stammen.

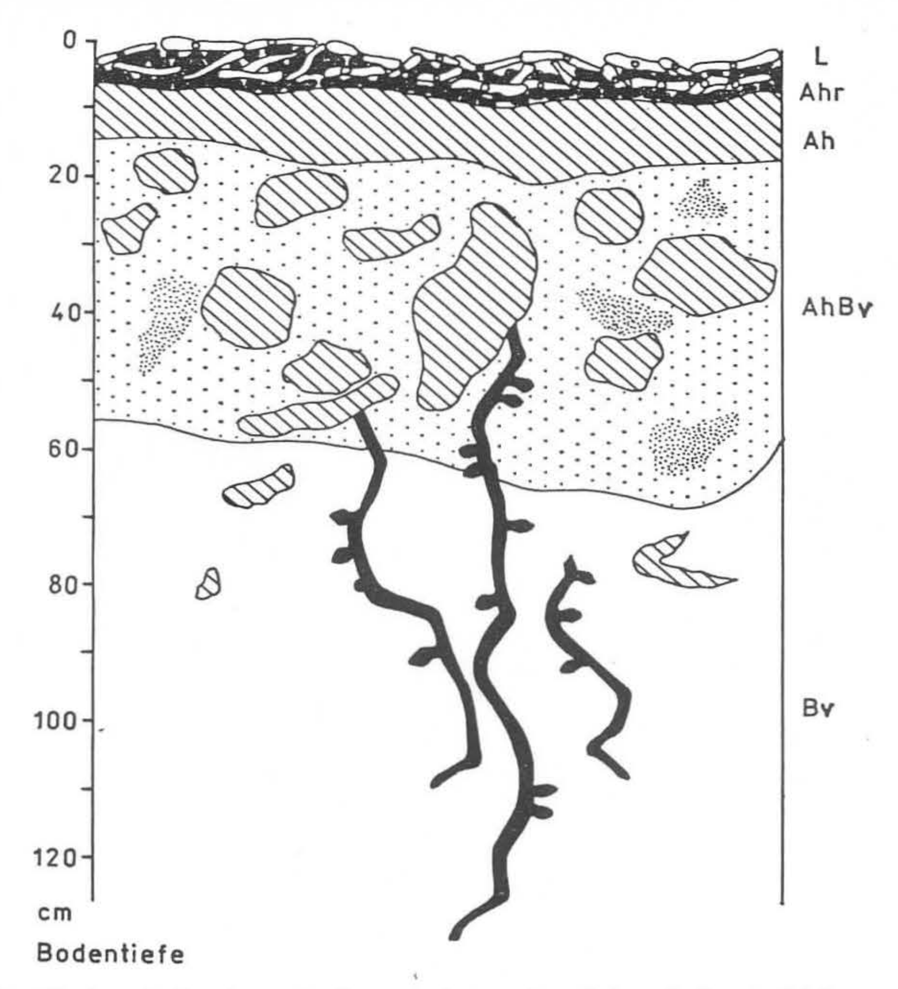


Abb. 1. Typische Merkmale in einem Boden mit hoher *Lumbricus badensis*-Dichte.

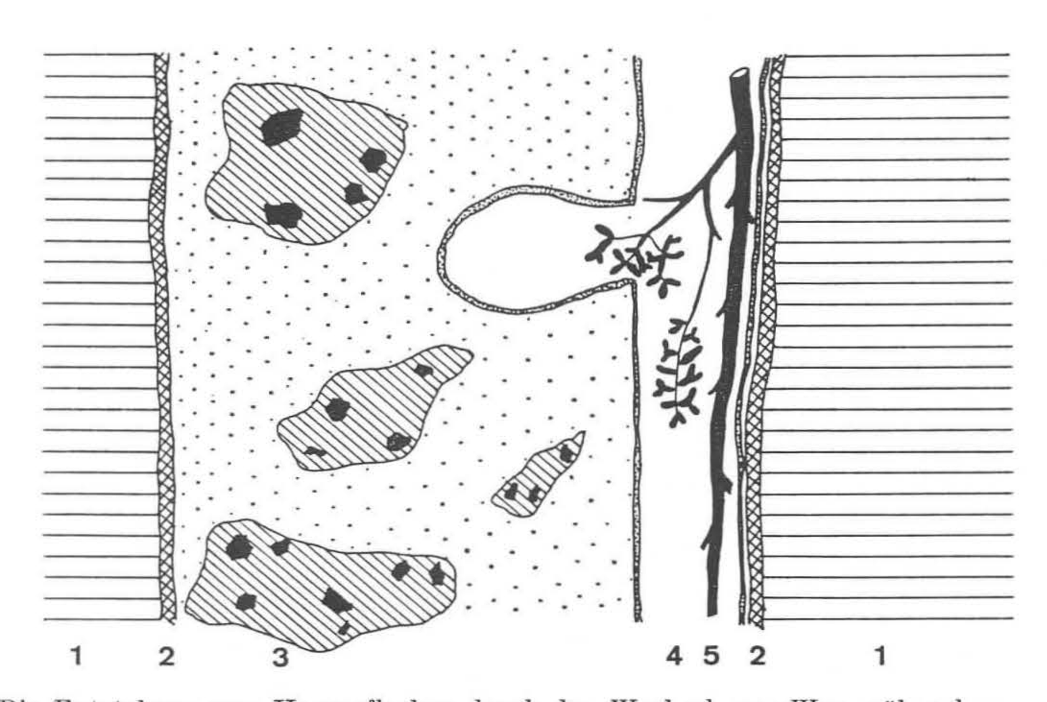


Abb. 2. Die Entstehung von Humusflecken durch den Wechsel von Wurmröhrenbau und Wurzelwachstum in einer von *Lumbricus badensis* geprägten Mullbraunerde.
(1) heller Mineralboden, (Bv); (2) Rindenreste einer dicken Baumwurzel; (3) Humusanreicherung innerhalb des alten Wurzelkanals; (4) Wurmröhre mit Humustapete; (5) Wurzel, welche der Wurmröhre folgt.

3. Ergebnisse

3.1. *Bodenprofil*

Abb. 1 zeigt die typischen Merkmale eines von hoher *L. badensis*-Dichte geprägten Bodenprofils.

Im hellen Unterboden (Bv bis Cv) ab 50—60 cm bis 220—250 cm Tiefe sind die über cm-dicken, häufig abknickenden Wurmröhren mit ihrer dunklen Humustapete deutlich sichtbar. Die zahlreich abzweigenden 4—5 cm langen Kokonkammern sind oft bis zur Hälfte mit dunklen, humosen Exkrementen verfüllt oder ausgekleidet. Vereinzelt findet man schmale Zonen mit diffuser Humusanreicherung im Mineralboden, verwaschene Reste alter Wurmröhren.

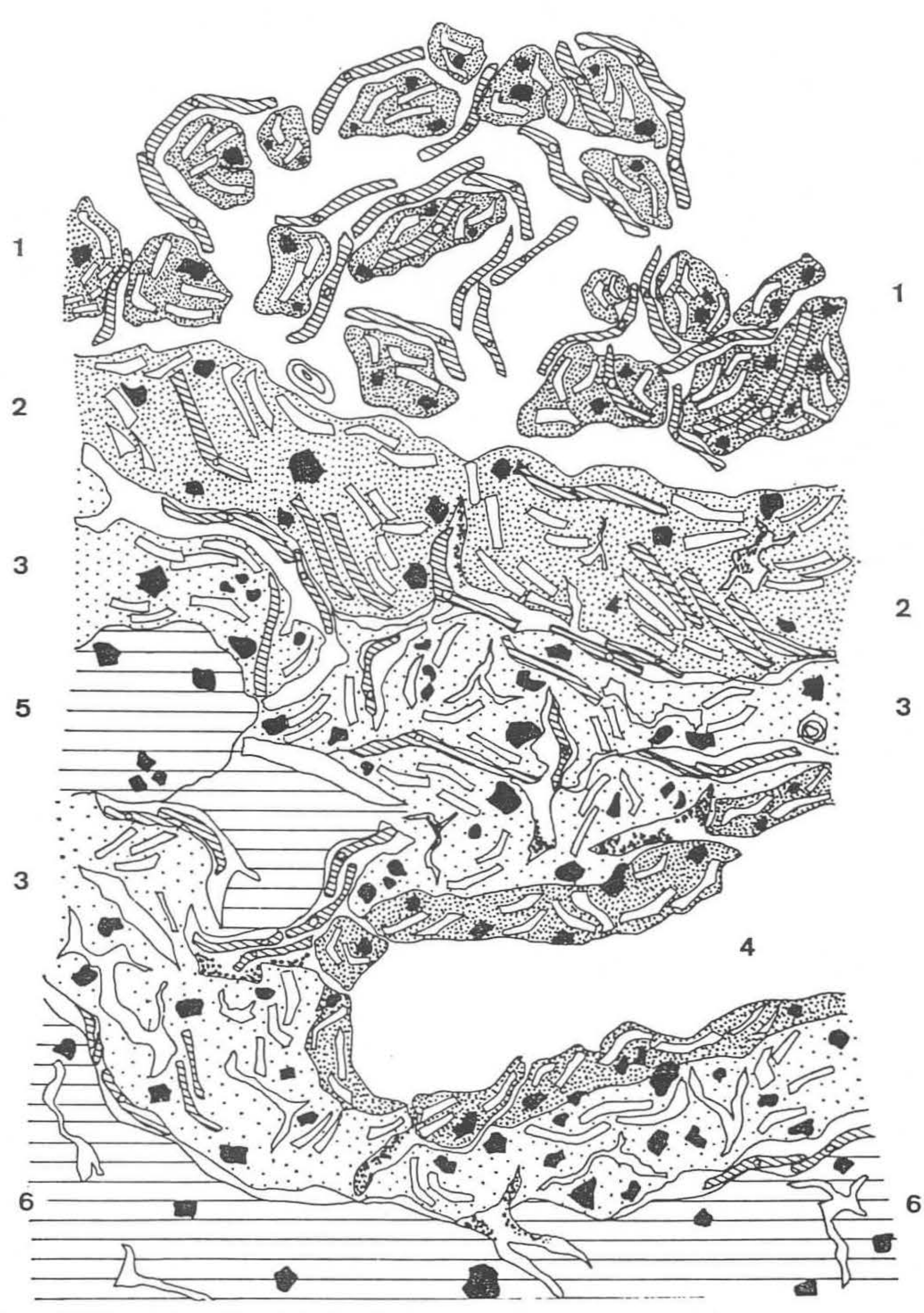


Abb. 3. Dünnschliff aus dem Bereich der Röhrenmündung von *Lumbricus badensis*.
(1) Ahr; (2) Ah1; (3) Ah2; (4) Röhrenanschnitt mit Humustapete; (5) eingearbeiteter Maulwurfshaufen; (6) Ah3; in Hohlräumen Enchytraeidenexkremente.
Die Probe wurde im Spätherbst entnommen. Der Ahr zeigt die Exkrementproduktion der gerade abgelaufenen Vegetationsperiode, der Ah1 die des Vorjahres.

Der nach oben anschließende AhBv ist weniger ein Übergangshorizont, wo Bv-Merkmale fließend von Ah-Merkmalen abgelöst werden, es ist ein Mischhorizont, in dem oft scharf umrissene, humose Flecken im hellen Mineralboden eingelagert sind. Solche Flecken entstehen dadurch, daß sich die „biotische Aktivität" — hier Wurzelwachstum und Anlage von Wurmröhren — auf einzelne Zonen konzentriert (Abb. 2).

Andere Humusflecken gehen auf Maulwurfsgänge zurück, welche von den Regenwürmern mit ihren humosen Exkrementen verfüllt wurden.

Der Ah-Horizont ist gleichmäßig dunkel humos und besitzt eine ausgeprägte Krümelstruktur.

Vergleichbar der Beschreibung Darwins entstehen die größten, über 3 cm großen Aggregate durch das Verkleben von frisch ausgestoßenen, plastischen Regenwurmexkrementen an der Bodenoberfläche. Der Abbau eingeklebter Streufetzen und der Klebesubstanzen (Arthur 1963) selbst bewirkt später den Zerfall der Großaggregate, so herrschen ab 3—6 cm Bodentiefe 5 mm große Krümel vor.

Der Ah (Abb. 3) ist gering mächtig, häufig beträgt seine Dicke weniger als 10 cm. Im ersten Moment ist dies bei dem hohen Regenwurmeinfluß im Oberboden erstaunlich, aber schon Darwin (1881) wies auf den Einfluß der Regenwürmer beim Hangabtrag hin. Dieser Einfluß zeigt sich nicht nur an dünnen Ah-Horizonten an Mittel- und Oberhängen, sondern auch an mächtigen kolluvialen Bodenbildungen an Unterhängen.

Ein 1—3 cm mächtiger Ahr [Ahr — litter residuals (Babel 1972)] bildet die Oberfläche des Mineralbodens. Dunkel humose Regenwurmexkremente und von Regenwürmern eingearbeitete Streu sind locker und hohlraumreich miteinander gemischt.

Eine L-Lage ist nur direkt nach dem Streufall bis zum Frühsommer des Folgejahres ausgebildet. Der Einfluß der Regenwürmer äußert sich hier in einem raschen Abbau oder einer Einmischung der Streu in den obersten Mineralboden.

3.2. *Förderung von hangabwärtsgerichteten Bodenbewegungen durch Regenwürmer*

Die Ablage der Exkremente im Ahr über oder in der Laubstreu bringt diese in eine erhöhte Position, aus der sie am Hang durch die Schwerkraft leicht hangabwärts verlagert werden können (Abb. 4). Dieser Effekt zeigt sich an den leicht linsenförmigen Bauoberflächen von *L. badensis*, bei denen der Schwerpunkt der Exkrementmenge in der hangabwärts gelegenen Hälfte liegt. Da die von *L. badensis* verursachten Umlagerungsvorgänge überwiegend an der Bodenoberfläche stattfinden, ist die Hangabwärtsbewegung in den obersten Zentimetern solcher Böden besonders stark.

Ein weiterer Beitrag zu Bodenbewegungen ist das Ergebnis des langsamen Zerfalls alter Wurmröhren. Da die Wohnröhren von *L. badensis* in 20—25 cm Bodentiefe in 5—7 Mün-

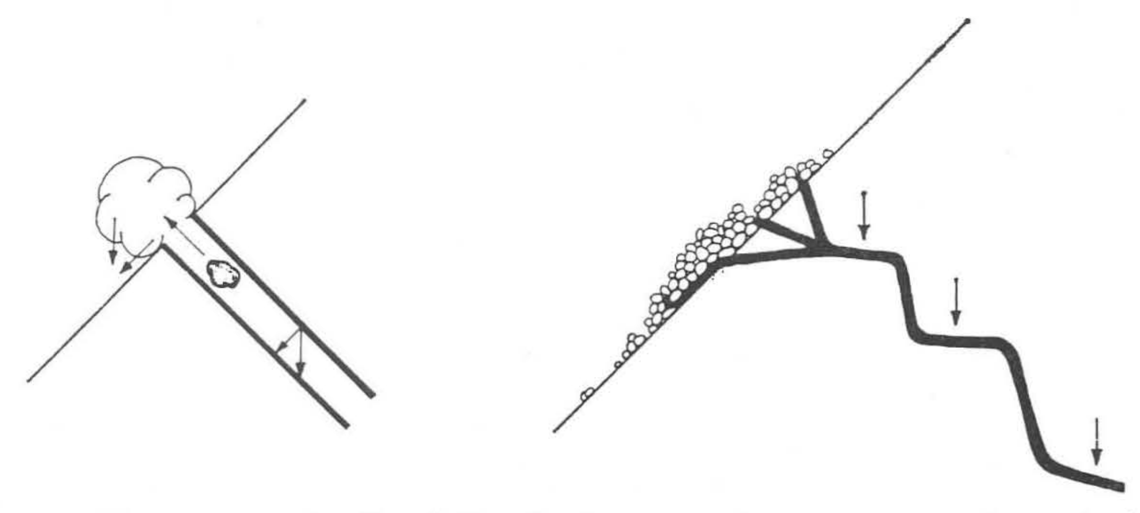


Abb. 4. Die Unterstützung der Denudation durch ausgeworfene Regenwurmexkremente (A) und den Zerfall von Wurmröhren am Hang (B).

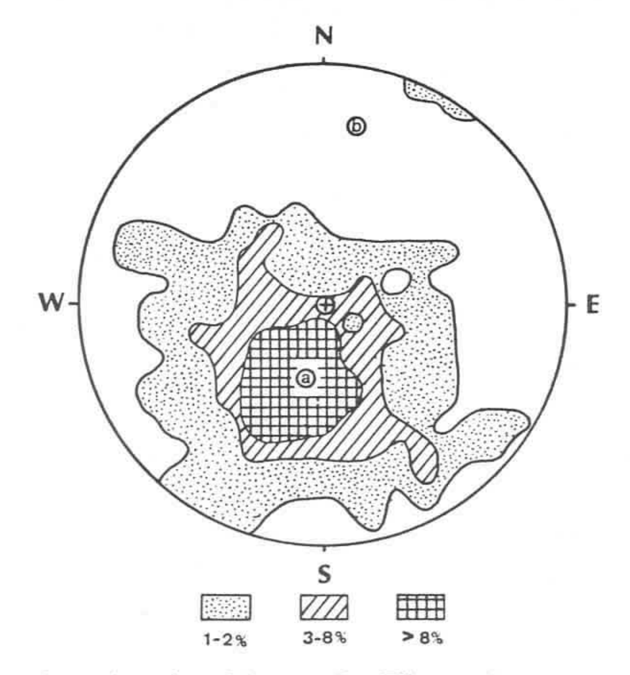


Abb. 5. Hangneigung und lotrechte Ausrichtung der Wurmröhren.
(+) Richtung der Vertikalen; (a) Lot auf der Hangfläche; (b) Fallinie des Hanges (Streichen und Fallen der Hangfläche: 100/25 Nord; Prozentangaben: relative Belegungsdichte der Meßpunkte im Diagramm, Anzahl der Meßpunkte: 150).

dungsröhren aufspalten, ist der Beitrag der Regenwürmer zur Bodenbewegung dort 5—7mal größer als in tieferen Bereichen.

Dieses Hangkriechen entsteht jedoch nur dann, wenn die Wohnröhren nicht in Richtung der Schwerkraft, sondern mehr oder weniger rechtwinklig zur Oberfläche ins Bodeninnere ziehen. Die rechtwinklige Anlage der *L. badensis*-Baue zeigte sich bei der Präparation von Wurmröhren hangseitigen Profilwänden. Nach einiger Zeit der Präparation von Röhrenverläufen ergab sich eine Profilwand, welche grob rechtwinklig zur Bodenoberfläche orientiert war. Das Einmessen zahlreicher Wurmröhren im Bereich von 50—150 cm Bodentiefe an frisch angelegten Weganschnitten zeigt, daß der Verlauf der Wohnröhren stark schwankt. Trotzdem wird eine Häufung im Bereich des Flächenlotes sichtbar (Abb. 5).

3.3. *Bodentransport durch Regenwürmer*

Die von *L. badensis* während der Vegetationsperiode abgegebene Exkrementmenge wurde mit 0,05—0,06 g Trockenmasse pro 1 g Regenwurmfrischmasse und Tag bestimmt. SATCHELL (1963) gibt in denselben Dimensionen 0,1—0,12 g für *L. terrestris* an. Laboruntersuchungen von ZICSI (1975) ergaben 0,055 g für *L. terrestris* und 0,1 g für *L. polyphemus*. Die pro Jahr bei einer durchschnittlichen Wohndichte von 5 Adulttieren pro m^2 und ihren Jungtieren abgelegte Exkrementmenge beträgt 1900 g pro m^2. 1700 g werden auf der Bodenoberfläche abgegeben, 200 g im Bodeninneren.

In Abb. 6 wurde versucht, die Größenordnung des Bodentransports, den eine solche Durchschnittspopulation innerhalb von 5 Jahren leistet, anzugeben.

Sie zeigt, daß die Mineralbodenabfuhr und -zufuhr in tieferen Bodenbereichen relativ gering ist. In mittleren Bodentiefen überwiegt der Einfluß der Maulwürfe den Regenwurmeinfluß. An der Bodenoberfläche im Bereich 0—6 (10) cm Bodentiefe werden von den Regenwürmern beim Nahrungsgewinn große Mengen von humosem Mineralboden (alte, von Mikroorganismen umgesetzte Regenwurmexkremente) aufgenommen und an der Oberfläche wieder ausgeschieden.

Es werden 2% des humosen Oberbodens von der *L. badensis*-Population jährlich aufgenommen, so daß bei gleichmäßiger Entnahme in rund 50 Jahren der gesamte Oberboden einmal den Regenwurmdarm passiert. So illustriert Abb. 6 die Worte DARWINS, wonach „... *der gesamte Oberboden über den Darm der Regenwürmer langsam rotieret und zirkulieret*".

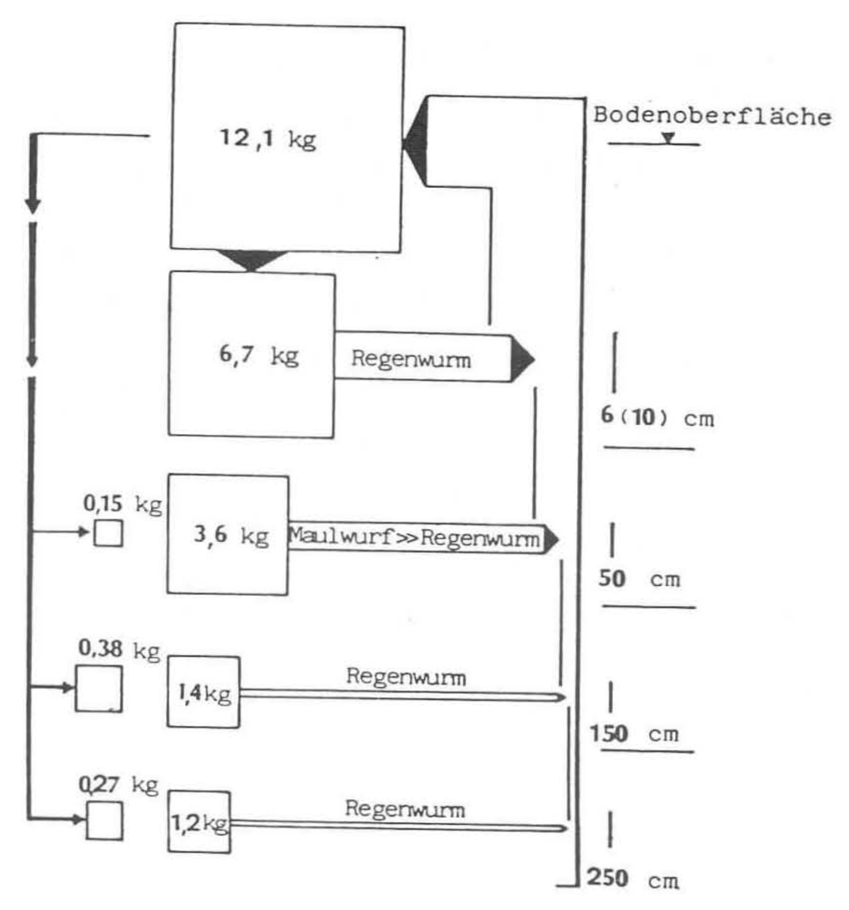


Abb. 6. Von Regenwürmern und Maulwürfen pro m² und innerhalb von 5 Jahren transportierte Mineralbodenmenge auf *Lumbricus badensis*-Standorten im Südschwarzwald.

4. Diskussion

Zweifellos vermindern Regenwürmer den Oberbodenabtrag auf Äckern, ihre Röhren wirken als Drainagen und verringern dadurch den Oberflächenabfluß. Ihre Exkremente bilden die Grundlage einer stabilen Krümelstruktur, auch dadurch wird der Bodenabtrag durch Wasser und Wind gebremst.

In Waldböden führt hohe Regenwurmaktivität dazu, daß eine deckende Streuschicht schon im Frühsommer abgebaut ist (Humusform L-Mull), so daß die Bodenoberfläche für Witterungseinflüsse offen liegt. Regenwürmer können dadurch zur Ursache von Bodenbewegungen in Hanglagen werden. wie sie z. B. bei schlechteren Humusformen mit plattig verfilzter Streu nicht vorkommen. Ökologisch gesehen muß das nicht ungünstig sein: die Bodenverluste sind gering, gleichzeitig kommt aber frischer Mineralboden zur Oberfläche und der Boden bleibt durch die Bewegung locker.

Nach der Bodenbewegung läßt sich ein Bodenprofil am Hang in drei Bereiche gliedern:

— In der Streu abgelegte Exkremente können durch Wasser oder Schwerkraft leicht verlagert werden.
— Im humosen Mineralboden erfolgt ein beschleunigtes Hangkriechen durch den Zerfall alter Mündungsröhren. Dieser Effekt dürfte mindestens 5 bis 7mal höher sein als im Unterboden, wahrscheinlich noch höher, da die Mündungsröhren häufig verlagert werden.
— Im Unterboden wird das Hangkriechen durch die Regenwürmer nur durch den Zerfall der wenigen und lange Zeit stabilen Hauptröhren beeinflußt.

Die Angabe der Mineralbodentransporte innerhalb des Bodenprofils beruhen auf der Abschätzung der Populationsdichte, der Populationsentwicklung, der Exkrementmenge während der Vegetationsperiode und der jährlichen Neuanlage von Wohnröhren.

Die Wohnröhren entstehen im lockeren Oberboden überwiegend durch Wegpressen des Bodens, während sie im dichteren Unterboden durch Fressen und Abtransport von Boden hergestellt werden.

Die Exkrementmenge während der Vegetationsperiode, die Populationsgröße und die Biomasse pro m^2 ließen sich relativ genau bestimmen. Die Populationsentwicklung und die Neuanlage von Wohnröhren ließen sich anhand der vorgenommenen Experimente und Freilandbeobachtungen lediglich abschätzen und gelten für eine Durchschnittspopulation von 5 Adulten und ihren Nachkommen und eine konstant bleibende Populationsdichte. Am Standort schwankt dagegen die Populationsdichte pro m^2 von 2 bis 11 Adulttieren.

Schwer abzuschätzen ist, ob bei der Neuanlage von Wohnröhren verlassene Röhren erneut benutzt werden oder — noch wichtiger — in welchem Maße sie im Unterboden in Bereiche gepreßt werden, die durch frühere Röhrenanlagen schon gelockert sind. Die Mineralbodentransporte zur Bodenoberfläche würden dadurch verringert.

Wahrscheinlich liegen die Exkrementeinlagerungen in den Unterboden bei Standortsbedingungen etwas höher als in den Versuchsgefäßen. Denn Dünnschliffe zeigen, daß die Humustapete im Unterboden vermutlich durch Enchytraeiden abgebaut wird und öfter erneuert werden muß.

In den Untersuchungsstandorten basiert eine hohe Maulwurfsaktivität auf der Regenwurmpopulation. Die Bodentransporte zur Bodenoberfläche durch sie lassen sich relativ sicher erfassen. Darüber hinaus fördern die Maulwürfe aber auch Denudationsschritte, welche an dem auf der Bodenoberfläche abgelegten Material ansetzten, aber auch das Hangkriechen, welches beim Zusammenbrechen ihrer Fanggänge vorwiegend Bereiche zwischen 10 und 50 cm Tiefe erfaßt. Andererseits werden die Maulwurfsgänge zum Teil mit Regenwurmexkrementen verfüllt.

Obwohl *L. badensis* als Adulttier Wohnröhren bis 250 cm Bodentiefe anlegt, sind die Tiere mit ihren Ansprüchen und dem von ihnen beeinflußten Stoffumsatz völlig zur Bodenoberfläche orientiert. *L. badensis* verhält sich wie eine epigäische Art, die die Fähigkeit gewonnen hat, ihren Lebensraum nach unten zu erweitern. Diese Erweiterung des Lebensraumes vollzieht sich während der Individualentwicklung, in der *L. badensis* von einer epigäischen Lebensweise zur tiefgrabenden Lebensweise übergeht (KOBEL-LAMPARSKI & LAMPARSKI 1987).

Entsprechend der Lebensweise nimmt sein Einfluß auf die Merkmale und Eigenschaften eines Bodens von unten nach oben stark zu: Im Unterboden beschränkt er sich vorwiegend auf die Bildung von Porenraum, bedingt durch einen Abtransport von Mineralboden, dazu tritt die Zufuhr von Nährstoffen, die an die organische Substanz gebunden sind. Im Bereich mittlerer Bodentiefe liegt ein Fleckenhorizont, wie er auch für andere Böden mit hoher biotischer Aktivität (z. B. Schwarzerden) typisch ist. Nahe der Bodenoberfläche wird im Laufe der Zeit der gesamte Oberboden von 0—6 (10) cm Tiefe aufgenommen und zu stabilen Wurmaggregaten umgebaut. Die gesamte Struktur des Oberbodens geht also auf die Leistung der Regenwürmer zurück. Am wichtigsten wird ihr Einfluß auf die Bodenoberfläche, wo die feuchte, lockere, gut belüftete Mischung von frischen Regenwurmexkrementen und Streu den Streuabbau stark beschleunigt (Abb. 3). Von oben her wird Streu in den Mineralboden eingebracht — im weitesten Sinne eine Zufuhr von potentieller, chemisch gespeicherter Energie. Dieser Energieübertrag auf den Mineralboden wird zur Ursache der stabilen Bodenstruktur. Weiteres ökologisches Kennzeichen dieser „Wurmböden" (Vermudoll) sind der Transport von Mineralboden aus bis zu 250 cm Tiefe an die Bodenoberfläche, dadurch werden dort ständig frische Nährelement- und Pufferreserven zugeführt. Insgesamt wird so ein Bereich von 2,5 m Tiefe für den Biokreislauf erschlossen.

5. Zusammenfassung

Am Beispiel von *L. badensis* MICHAELSEN, 1907, einer im Südschwarzwald (SW der BRD) endemischen, sehr großen Regenwurmart, ist es möglich, DARWINS (1881) Beobachtungen zu bestätigen und zu ergänzen. Durch die langdauernde Tätigkeit der Würmer erhalten jene Waldböden typische morphologische Merkmale, es entstehen „Wurmböden". Die Tiere legen bis zu 250 cm tiefreichende

Wohnröhren an, welche auch am Hang mit ihrer Achse rechtwinklig zur Oberfläche orientiert sind. Exkrementablage an der Bodenoberfläche und der Zusammenfall alter Wohnröhren fördern Denudation und Hangkriechen.

Eine Abschätzung der durch Regenwürmer und Maulwürfe transportierten Bodenmengen ergab für eine Durchschnittspopulation: Innerhalb von 5 Jahren gelangen pro m² rund 12 kg Mineralboden (Trockenmasse) zur Bodenoberfläche. Mehr als die Hälfte dieser Menge passiert den Regenwurmdarm (DARWIN 1881) in einem oberflächennahen Kreislauf. Ein Drittel wird von Maulwürfen aus einer Tiefe von 10—50 cm zur Oberfläche gebracht. Ein Fünftel wird von Regenwürmern aus tieferen Bodenabschnitten herangeführt. Weniger als 10% wird beim Bau der Humustapete als humoser Mineralboden in tiefere Bodenhorizonte eingebracht.

6. Literatur

ALTEMÜLLER, H.-J., 1956. Neue Möglichkeiten zur Herstellung von Bodendünnschliffen. Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkde. 72, 56—62.

Anonym, 1980. Forstliche Standortsaufnahme. Arbeitskreis Standortskartierung. Landwirtschaftsverlag Münster-Hiltrup, 188 S.

ARTHUR, D. R., 1963. The post-phyryngeal gut of the earthworm *Lumbricius terrestris*. Proc. Zool. Soc. London 141, 663—675.

BABEL, U., 1972. Moderprofile in Wäldern. Hohenheimer Arbeiten Bd. 60, 120 S.

BOUCHÉ, M. B., 1970. Lombriciens de France. Ecologie et Systematique. INRA, Ann. zool.-ecol. anim. numero special 2, 671 S.

DARWIN, C., 1882. Die Bildung der Ackererde durch die Tätigkeit der Würmer. 1. Auflage März-Verlag Berlin 1983, 184 S.

KOBEL-LAMPARSKI, A., & F. LAMPARSKI, 1987. Burrow constructions during the development of *Lumbricus badensis* individuals. Biology and Fertility of Soils **3**, 125—129.

LAMPARSKI, F., & H. W. ZÖTTL, 1981. Der Regenwurm *Lumbricus badensis* als bodenprägender Faktor im Südschwarzwald. Mitt. Dtsch. Bodenkdl. Ges. **32**, 499—509.

LAMPARSKI, F., 1985. Der Einfluß der Regenwurmart *Lumbricus badensis* auf Waldböden im Südschwarzwald. Freiburger Bodenkdl. Abh. **15**, 206 S.

MICHAELSEN, W., 1907. Zur Kenntnis der deutschen Lumbricidenfauna. Mitt. naturhist. Mus. Hamburg 24, 191 S.

SATCHELL, J. E., 1963. Nitrogen turnover of a woodland population of *Lumbricus terrestris*. *In:* DOEKSEN, J., & J. v. D. DRIFT (eds.): Soil Organisms. Amsterdam, 60—66.

SCHMIDT, W., 1932. Tektonik und Verformungslehre VI, 208 S.

ZACHARIAE, G., 1967. Die Streuzersetzung im Köhlgartengebiet. In: GRAFF, O., & J. E. SATCHELL (eds.): Progress in Soil Biology. Amsterdam, 490—506.

ZICSI, A., 1975. Zootische Einflüsse auf die Streuzersetzung in Hainbuchen-Eichenwäldern Ungarns. Pedobiol. **15**, 432—438.

Anschrift der Verfasser: FRANZ LAMPARSKI (korrespondierender Autor), Institut für Waldernährung und Bodenkunde der Universität Freiburg, Bertoldsr. 17, D - 7800 Freiburg. ANGELIKA KOBEL-LAMPARSKI, Institut für Biologie I (Zoologie) der Universität Freiburg, Albertstr. 21a, D-7800 Freiburg.

Synopsis: *Original scientific paper*

LAMPARSKI, F., & A. KOBEL-LAMPARSKI, 1988. Bodenprofil und Bodentransport unter dem Einfluß der tiefgrabenden Regenwurmart *Lumbricus badensis* [soil profile and soil transport as influenced by the anecique earthworm species *Lumbricus badensis*]. Pedobiologia **31**, 189—198.

Lumbricus badensis MICHAELSEN, 1907, a giant earthworm endemic to the Südschwarzwald (F.R.G.), serves to confirm and supplement DARWIN's (1881) theory. Due to the long-term activities of the worms the forest soils develop typical morphological features. The burrows of these earthworms reach depths up to 250 cm. On slopes their axis is situated perpendicular to the inclination. Deposition of excrementes on the soil surface and decomposition of old burrows cause denudation. The estimated amount of soil transported to the surface by an average population of earthworms and moles within five years is approximately 12 kg mineral soil (dry residue) per square metre. More than half of this quantity "rotates through the gut of the earthworm" (DARWIN 1881) in a cycle near the soil surface. One third of this soil is transported to the surface by moles from a depth of 10—50 cm. One fifth is brought up by earthworms from deeper soil sections. Les than 10% of humic mineral soil is transported into deeper levels for construction of the humic wall of the burrow.

Key words: anecic earthworm, soil transport, vermudoll, burrow construction, *Lumbricus badensis*.